沿岸海洋研究　第43巻，第1号，85-95，2005
Bulletin on Coastal Oceanography, Vol. 43, No. 1, 85-95, 2005

# 近年の瀬戸内海における有害・有毒渦鞭毛藻の分布拡大とその原因 ー溶存態有機リンの生態学的重要性*

呉　碩津**・松山　幸彦†・山本　民次††・中嶋　昌紀#
高辻　英之##・藤沢　邦康‡

# Recent Developments and Causes of Harmful Dinoflagellate Blooms in the Seto Inland Sea －Ecological Importance of Dissolved Organic Phosphorus (DOP)

Seok Jin Oh, Yukihiko Matsuyama, Tamiji Yamamoto, Masanori Nakajima, Hideyuki Takatsuzi and Kuniyasu Hujisawa

過去30年間の瀬戸内海における主要赤潮構成種を概観すると，珪藻類やラフィド藻から有害・有毒な渦鞭毛藻へと遷移してきている．1980年から行政の指導の下で取り組まれてきた沿岸域へのリン負荷削減の結果，瀬戸内海などの閉鎖性海域では溶存態無機リン（DIP）濃度が低下し，溶存態無機窒素（DIN）との比（DIN：DIP比）が顕著に上昇してきている．同時に植物プランクトンが利用するリン源として溶存態有機リン（DOP）の重要性が増し，これを利用可能な渦鞭毛藻が増殖するようになってきたと考えられる．本論文では，そのような一連の現象について，既存の知見と新しいデータを交えながら考察した．

Data sets obtained in the last three decades reveal that the composition of the major harmful algal bloom (HAB) forming species in the Seto Inland Sea, Japan appears to have changed from a diatom/raphidophyte complex to the dinoflagellate species. Since 1980, a significant decrease in dissolved inorganic phosphorus (DIP) concentration has been observed in the coastal area of the Seto Inland Sea due to administrative regulations in respect to phosphorus loading from land to coastal areas. This selective reduction of DIP has led to an apparent increase in the dissolved inorganic nitrogen (DIN) to DIP ratio in coastal areas. Dissolved organic phosphorus (DOP) is considered an important source of phosphorus for phytoplankton growth. The recent proliferation of the dinoflagellate species can be explained by the availability of DOP rather than DIP. In the present study, we review the changes in water quality and HAB species changes for the last three decades, and discuss the possible process of the sequential phenomena which is thought to occur in the lower trophic ecosystem in coastal areas of the Seto Inland Sea.

キーワード：瀬戸内海，赤潮，溶存態無機リン（DIP），溶存態無機窒素（DIN），DIN：DIP比，溶存態有機リン（DOP），珪藻，渦鞭毛藻

## 1．はじめに

リンは地球上に生息するすべての生物にとって生存に不可欠な元素であり，通常，生体内に2～4％程度含まれている（Karl, 2000[1]）．リンは核酸，脂質や骨組織に多く含まれ，新陳代謝の面でも重要な役割を果たしている．海水中の溶存態リンの一部は植物プランクトンによって吸収・同化され，食物連鎖を通じて上位食段階の海産生物へと転送されていく．海水中に溶存するリンには無機態（dissolved inorganic phosphorus；以下DIP）と有機態（dissolved organic phosphorus；以下DOP）があり（Cotner and Wetzel, 1992[2]），前者はいわゆる栄養塩類の一つであるリン酸塩であるが，後者にはさまざまな形態・分子量のものが含まれ，十分に同定がなされているわけでなく，いまだに不明な物質も多い．

* 2004年8月9日受領，2005年7月15日受理
** 九州大学大学院農学研究院
† 水産総合研究センター瀬戸内海区水産研究所
†† 広島大学大学院生物圏科学研究科
# 大阪府立水産試験場
## 広島県水産試験場
‡ 岡山県水産試験場
連絡先：呉　碩津，九州大学農学研究院生物機能科学部門水産生物環境研究室
〒812-0053 福岡市東区箱崎6-10-1
E-mail: sjoh@agr.kyushu-u.ac.jp

一部の植物プランクトンは増殖を維持するため，溶存態無機リンが枯渇している環境下で溶存態有機リンをリン源として利用することが可能である（Cotner and Wetzel, 1992[2]）．海水中のDIPはしばしば基礎生産を律速する程に低濃度になることが多いことから，DOPが植物プランクトンの増殖を支えている可能性は十分に考えられる．実際，Jackson and Williams（1985）[3]は貧栄養な海域において植物プランクトンが増殖するには，DOPが極めて重要であることを指摘した．しかしながら，現場海域におけるDIPとDOPの長期的変化が植物プランクトンの種組成にどのような影響を与えるかについて正面から取り扱った研究成果は非常に少ない．瀬戸内海では瀬戸内海環境保全特別措置法の制定にともない，30年にも及ぶ水質と赤潮生物のモニタリングが官庁主導のもとシステマティックに行われてきており，海域でのDIPの減少とともに赤潮発生件数が減少してきていることが分かっている．しかしながら，赤潮生物による漁業被害は依然としてなくならず，この原因として赤潮を構成する生物種の中で有害・有毒種を多く含む渦鞭毛藻の割合が増加してきた可能性が指摘されている．そこで，本総説では近年の日本沿岸域における赤潮原因種の種遷移を水質，特にDIP制限環境下におけるDOPの重要性に焦点を絞って既存の知見と最近の知見を織り交ぜながら総述する．

## 2.　瀬戸内海における赤潮原因種の遷移

赤潮形成種には有害・有毒なものと無害なものの両方が含まれ，とくに前者では海色の変化をともなうほど高密度にならなくても漁業被害を引き起こす場合がある．したがって，最近では海色の変化よりも有害・有毒であるかを問題視し，Harmful Algal Bloom(HAB)という言葉が良く使われるようになってきた(Jackson and Williams, 1985[3])．日本では沿岸や内湾域の赤潮発生に関する研究が1870年代から学問として取り上げられ，戦後も活発な調査研究がなされてきた(岡市，1997[4])．HABは日本に限らず世界的な問題であり，その原因として富栄養化や人為的活動による地域固有種の移送・拡散などが指摘されている(Jackson and Williams, 1985[3]；岡市，1997[4])．近年，世界中で問題となっているHABの頻発化の原因を考察する上でも，日本沿岸域における過去の赤潮発生例の解析が重要であると考えられる．

瀬戸内海は日本の代表的な閉鎖性海域であり，しかも沿岸地域には日本の全人口の24％にあたる3,500万人が暮らしている．こうした背景から，瀬戸内海については人為的活動と沿岸環境との関わりについて早くから社会的・学術的な関心が高まり，赤潮に関する統計学的データは他の日本沿岸海域に比べて非常に充実したものとなっている．瀬戸内海における赤潮発生件数は日本沿岸海域全体の過半数を占めることから，本総説では瀬戸内海を例に，赤潮構成種の遷移について概観する．なお赤潮構成種の変化に関する詳細については，上田（1999）[5]においても解析がなされているので参照願いたい．

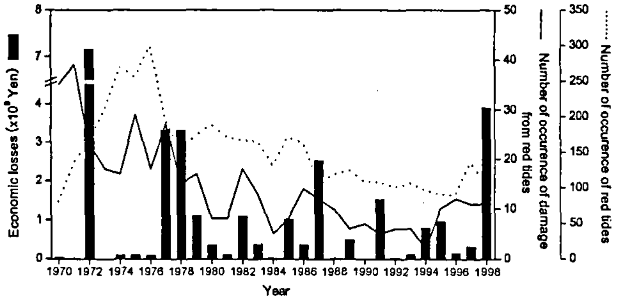


Fig. 1　Variations of economic losses, numbers of, occurrences of damage and red tides in the Seto Inland Sea from 1970 to 1998. Data are cited from Setonaikai Fisheries Coordinated Office (2000)[6].

瀬戸内海の赤潮に関する情報が統計的に記録されるようになったのは1969年以降である．以後今日まで，すべての赤潮発生情報（原因種，場所，面積，細胞密度，漁業被害の有無）は各自治体から瀬戸内海漁業調整事務所に報告され，最終的には年報としてとりまとめられてきた．Fig. 1に瀬戸内海全域における赤潮の発生件数，漁業被害件数および漁業被害額の経時変化を示した．赤潮の発生件数は1976年に年間299件とピークを示していた(瀬戸内海漁業調整事務所，2000[6])．これは高度経済成長期に著しく進行した沿岸域の富栄養化によるものである．その後，赤潮の発生件数は激減し，現在はピーク時の約1/3まで低下している．漁業被害件数も赤潮発生件数と共に減少しているものの，発生件数が低下した1985年以降でも散発的に大きな漁業被害が見られる場合がある（上田，1999[5]；瀬戸内海漁業調整事務所，2000[6]）．ここで図示された被害金額は物価スライド分も含まれるなど，購買力平価で補正されていないので，その分近年の被害額が多めに算出される傾向は否めない．しかしながら，1970年代の教訓から，養殖筏の漁場間移送，養殖魚に対する餌止め，あるいは粘土散布など赤潮の被害防除策が普及し（本城・松山，2000[7]），これにより漁業被害件数が顕著に低下したにも拘らず，依然甚大な漁業被害が発生しているということは，赤潮発生件数に占める有害・有毒種の割合の増加，赤潮の規模の拡大，持続期間の長期化などが起きていることを示唆する．

上田（1999）[5]は，統計学的に信頼度の高い1973年以降の赤潮構成グループの変化について比較検討した（Fig. 2）．瀬戸内海における赤潮原因グループは上位

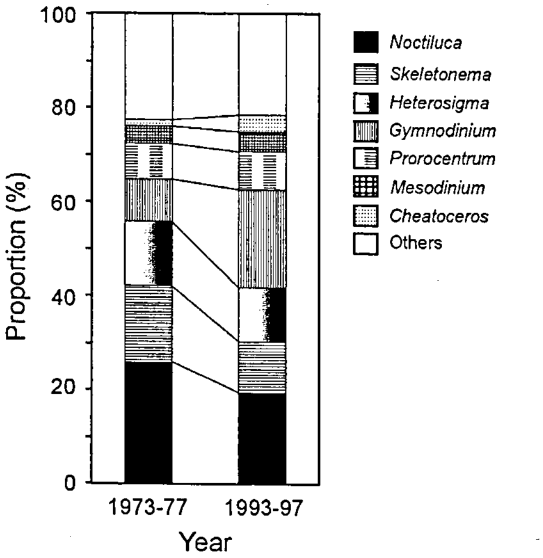


Fig. 2　Variations in the proportion of genus forming red tides from 1973 to 1977 and from 1992 to 1997 in the Seto Inland Sea. Figure is cited from Ueda (1999)[5].

７属で全体の80％近くを占めており，この割合は赤潮が多発した1970年代中期と赤潮が激減した1990年代中期との間でほとんど変わらない．上位７属のうち，近年，発生率の低下が明瞭なのは *Noctiluca* 属，*Skeletonema* 属，*Heterosigma* 属であり，一方 *Prorocentrum* 属は微増，*Gymnodinium* 属の割合は２倍以上に増加している．このことから，赤潮が多発していた時代の主要赤潮構成グループは，養殖業にほとんど被害をもたらさない *Skeletonema* 属を主体とした珪藻類やそれらを主要な餌料とする従属栄養性渦鞭毛藻 *Noctiluca* 属であり，これにラフィド藻の *Heterosigma* 属と，Fig. 2にはないものの，この時期甚大な漁業被害をもたらした *Chattonella* 属（Fig. 2ではその他に含まれている）の赤潮が続いていた．しかし，近年は1970年代に多く発生していた上位３属が減少し，それに変わって漁業被害を伴いやすい渦鞭毛藻 *Gymnodinium* 属の発生が顕著になった．

このように，赤潮発生件数自体は近年漸減傾向にあり，漁業被害防止策も普及しているにも拘らず漁業被害額が横ばいである原因は，主に *Gymnodinium* 属などの有害種の増加によるものと判断される．また，海水の着色を伴わない低細胞密度において漁業被害を引き起こす貝毒原因渦鞭毛藻が近年日本各地で増加していることが指摘されている（Fukuyo *et al*., 2002[8]）．瀬戸内海でも赤潮の頻発する海域として知られている広島湾においては，1990年代以降魚介類に毒性を持つ赤潮種 *Gymnodinium mikimotoi*（新称 *Karenia mikimotoi*）の発生が顕著になるとともに，1992年以降は貝毒原因渦鞭毛藻 *Alexandrium tamarense* のブルームによる貝類毒化，1995年以降は *Heterocapsa circularisquama* によるカキの大量斃死など，それまであまり知られていなかった有害・有毒な渦鞭毛藻による漁業被害が起きている．このため，長らく全国生産量の約７割を占めてきたカキ養殖生産量は近年では４割近くにまで減少した（平田・赤繁，2001[9]）．同湾に限らず，近年，日本の沿岸域や内湾などの閉鎖性海域に突如発生して甚大な漁業被害をもたらす有害・有毒種のほとんどは渦鞭毛藻である（松山ほか，1995[10]；馬場ほか，1997[11]；Hashimoto *et al*., 2002[12]）．このように，近年，日本の閉鎖性海域において渦鞭毛藻が増殖するようになった背景には，何らかの水質変化が影響していると推察される．

以上の赤潮件数や構成種の遷移等を端的に述べると，瀬戸内海における赤潮発生件数は水質改善努力の結果，1970年代のピーク時に比べて約１/３にまで減少したが，それは主に無害種の減少によるものであり，*Gymnodinium* 属などの渦鞭毛藻を主体とした有害赤潮種による漁業被害や *Alexandrium* 属など有毒種の増殖による貝毒発生の危険性は逆に増加していると言える．本稿はこのような基本的認識の上で，以下の考察を展開する．

## 3.　海水中における溶存態無機窒素：溶存態無機リン比の不均衡

先に述べたように，日本では1960年代に高度経済成長に伴う水質汚濁が急速に進行し，瀬戸内海などの内湾域で赤潮が頻発した（岡市，1997[4]；上田，1999[5]；瀬戸内海漁業調整事務所，2000[6]；本城・松山，2000[7]；Fukuyo *et al*., 2002[8]）．この時期，魚毒性の高い *Chattonella* 属を主体とする赤潮も多く発生したため（岡市，1997[4]；本城・松山，2000[7]），当時急速に発展していたハマチ養殖業に対して甚大な漁業被害をもたらした（岡市，1997[4]）．当時は頻発する赤潮が，工場や家庭から排出されるリンによる富栄養化が原因であるとして大きな社会問題となった（岡市，1997[4]）．一方，1973年に施行された瀬戸内海環境保全臨時措置法は1979年に特別措置法として恒久法化され，化学的酸素要求量（COD）の排出規制に加え，産業系廃水中のリンの削減指導が行われた．また，住民を中心とした無機リンを含む合成洗剤の使用禁止運動などによって，沿岸海域への無機リン流入量が著しく減少した（岡市，1997[4]；環境庁水質保全局，1999[13]；山本ほか，2002[14]；Fig. 3）．

統計によれば，瀬戸内海に対するリンの発生負荷量は1979年に66 t/日であったものが1989年には約２/３の44 t/日に減少している（環境庁水質保全局，1999[13]）．しかしながら，人口の増加のため1979年に711 t/日であった

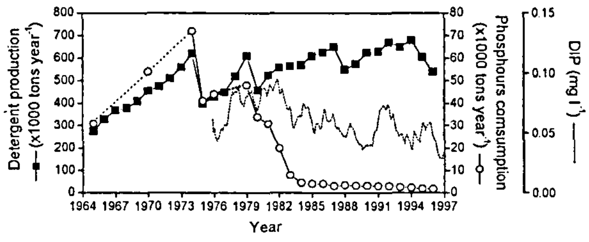


Fig. 3 Changes in production of detergent and phosphorus consumption used for the production (Environment Agency, 1999[13]). Dissolved inorganic phosphorus (DIP) concentration in the Ohta River, Hiroshima Prefecture (Yamamoto *et al*., 2002[14]).

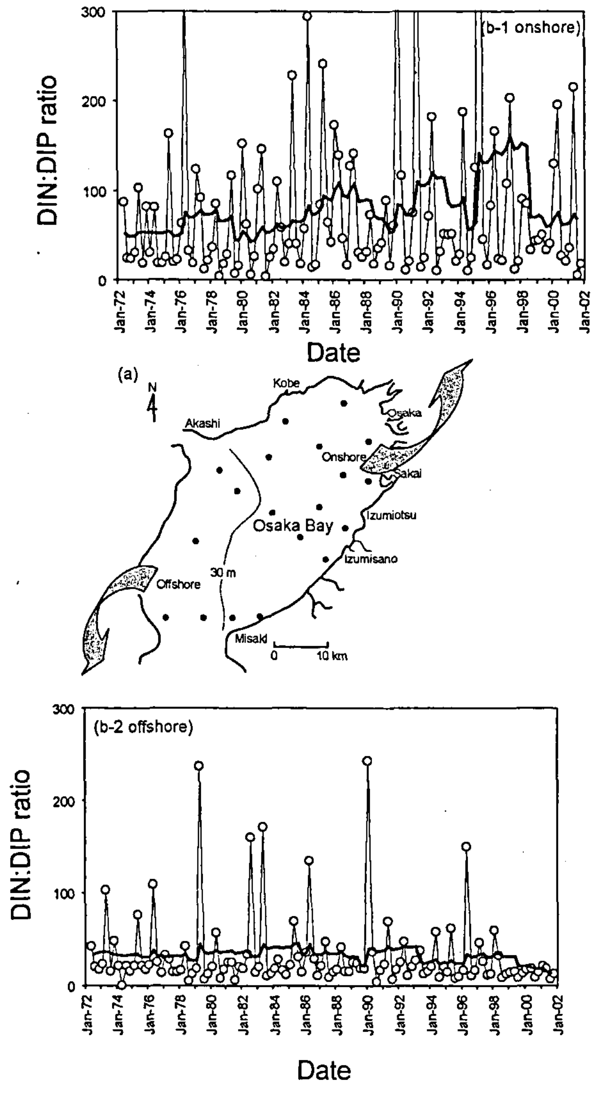


Fig. 4 (a) Map showing the sampling station in Osaka Bay in the Seto Inland Sea, Japan. Onshore and offshore area is divided on the basis of 30 m depth in the Bay. (b) Long-term variations in dissolved inorganic nitrogen : dissolved inorganic phosphorus (DIN : DIP) in the onshore (b-1) and offshore (b-2) areas in the surface layer of Osaka Bay from 1972 to 2002. The bold line shows the running average for 13 months.

窒素の発生負荷量は，1989年でも700 t/日とほとんど変化していない（環境庁水質保全局，1999[13]）．瀬戸内海ではこのようなリンに偏った富栄養化対策が徹底されたため，海域の植物プランクトンが生長に必要とする栄養塩のうち，窒素は十分量あってもリン源としてのDIPが相対的に不足するような環境が形成されているものと推察されている（山本ほか，2002[14]）．

瀬戸内海の中でも河川水流入量が最も多い大阪湾では，瀬戸内海臨時措置法が施行された1973年あたりからDIN：DIP比の上昇傾向が顕著であると言われている（青山，1988[15]；城，1991[16]；矢持，1993[17]）．実際，1972年から2002年度まで湾奥部14測点のDIN：DIP比を調べた結果，1970年代は56，1980年代は73，さらに1990年代は104と増加していることが分かった（Fig. 4）．しかし，湾の沖合5測点ではレッドフィールド比に近い20であった（Fig. 4）．また，広島湾においても，1971年

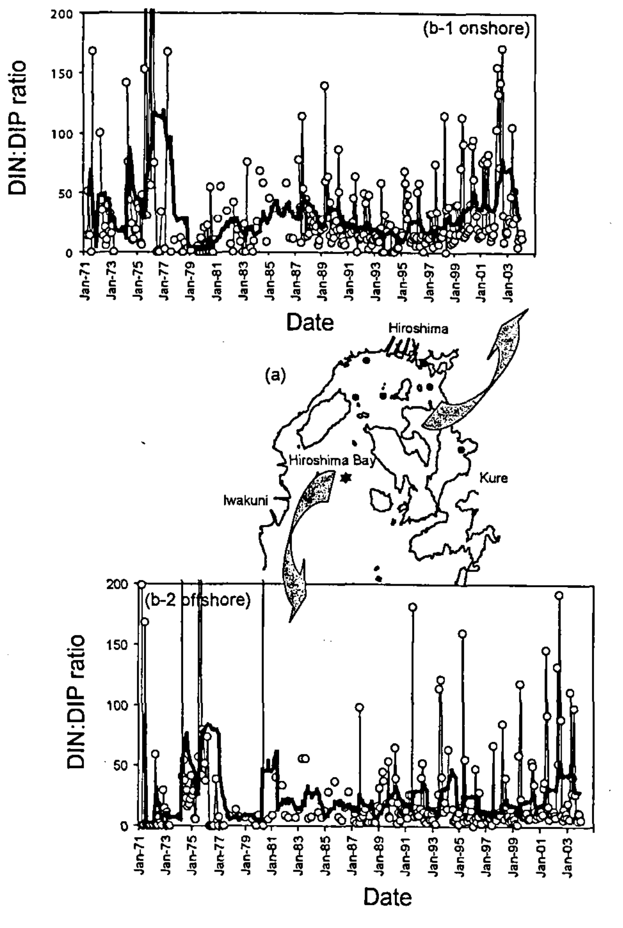


Fig. 5 (a) Map showing the sampling station in Hiroshima Bay in the Seto Inland Sea, Japan. (b) Long-term variations in dissolved inorganic nitrogen : dissolved inorganic phosphorus (DIN : DIP) in the onshore (b-1) and offshore (b-2) areas in the surface layer of Hiroshima Bay from 1971 to 2004. The bold line shows the running average for 13 months.

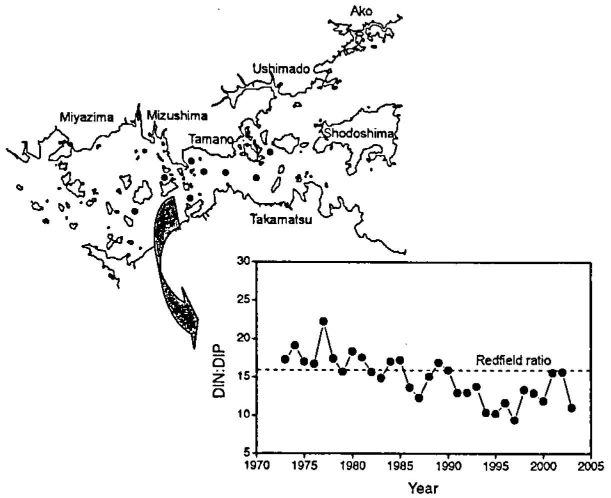


Fig. 6 (a) Map showing the sampling station in the Seto Inland Sea. (b) Annual variations of dissolved inorganic nitrogen : dissolved inorganic phosphorus (DIN : DIP) in the surface layer of the Bisan Seto area from 1973 to 2003. Doted line shows Redfield ratio (16 : 1).

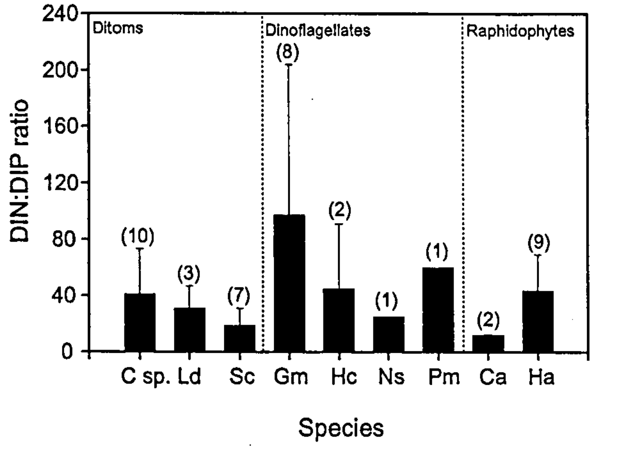


Fig. 7 Dissolved inorganic nitrogen : dissolved inorganic phosphorus (DIN : DIP) at the occurrence of a red tide in Hiroshima Bay. Parentheses show the number of red tide outbreaks. Abbreviations C sp. : *Chaetoceros* sp. ; Ld : *Leptocylindrus danicus* ; Sc : *Skeletonema costatum* ; Gm : *Gymnodinium mikimotoi* ; Hc : *Heterocapsa circularisquama* ; Ns : *Noctiluca scintillans* ; Pm : *Prorocentrum micans* ; Ca : *Chattonella antiqua* ; Ha : *Heterosigma akashiwo* Red tide data are cited from Hiroshima Prefecture (1989-1997)[59].

から2004年まで湾奥部５測点と湾口の１測点で表層水を調査した結果（Fig. 5），1980年代以降はリンの削減指導により河川水中の DIP 濃度が減少したため（Fig. 3），DIN：DIP 比はやや増加する傾向にある（Fig. 5）．また，河川水の影響を受けやすい湾奥ではより高い DIN：DIP 比を示す傾向にあり，同時に赤潮発生をともなっていることから，DIN：DIP 比の上昇と赤潮形成に何らかの関係があるように思われる．

一方，河川水の影響の少ない備讃瀬戸では DIN：DIP 比はむしろやや減少傾向にあり，レッドフィールド比に近い（Fig. 6）．このように，DIN：DIP 比の時空間的な分布は一様ではなく，瀬戸内海の沖合域ではレッドフィールド比を維持している．伊予灘や燧灘においても同様にレッドフィールド比に比較的近い N：P 比が保たれており，また，この海域ではこの20年間で赤潮の発生件数が著しく減少している（上田，1999[5]）．

## 4. 富栄養化の進行度と DIN：DIP 比が植物プランクトンに及ぼす影響

高い DIN：DIP 比によって植物プランクトンの種遷移あるいは有害・有毒プランクトンによる赤潮発生が促進されるという結果が既に多く報告されている（Rhee, 1978[18]；Paerl, 1988[19]；Smayda, 1990[20]；吉田，2000[21]）．ただし，湖沼などの陸水と比較して沿岸海域の栄養塩濃度とプランクトン構成種の長期的なデータの蓄積は必ずしも十分ではないため，解析の障害となっている．ここで，両者のデータが長期に亘って揃っている広島湾において，赤潮構成種と赤潮発生時の水中 DIN：DIP 比を比較した結果を Fig. 7 に示す．これによれば，少なくとも渦鞭毛藻が珪藻類より高い DIN：DIP 比，すなわち DIP 制限環境下で発生していることが読み取れる．瀬戸内海全体で見ても *Gymnodinium* 属などの渦鞭毛藻の増加が著しい（岡市，1997[4]）．これらの事実は，水質変化が生物相の変化を引き起こしている可能性を示唆するものである．

堀ほか(1998)[22]および吉田ほか(2000)[23]は大阪湾や播磨灘の水質データを解析し，今回の解析同様，瀬戸内海東部沿岸部でも DIN：DIP 比の上昇傾向を認めている．これらの解析結果によれば，大阪湾や播磨灘において DIN：DIP 比の最も高い海域で優占する種は *Skeletonema costatum*，*Pseudo-nitzschia* 属，*Rhizosolenia* 属などの小型珪藻類であり，渦鞭毛藻である *G. mikimotoi* はむしろ DIN：DIP 比の低い環境下で出現していると報告している．広島湾も大阪湾も陸水の影響が強く及ぶ内湾域であり，海水中の DIN：DIP 比が高いという点で共通するものの，前者では渦鞭毛藻の赤潮が多く，後者では小型珪藻類の赤潮が卓越しているという点で異なる．この理由について，著者らは両湾における DIN および DIP 濃度の違いで説明できるものと考える．すなわち，大阪湾は淀川など湾内への流入河川沿いに1,300万人もの流域人口を有し，しかもそれらの都市排水が集中的に流れ込むような過栄養化した湾であり，DIN：DIP 比が高くても DIP の絶対濃度は広島湾に比べて依然高く，植物プランクトンの増殖は必ずしも DIP 制限には陥っていないと判断される．窒素やリンが植物プランクトンの生長過程

で必ずしも制限要因とはならない場合，増殖速度に勝る珪藻類の継続的なブルームが発生しやすい．一方，広島湾のように慢性的にDIPが枯渇しやすくDIN：DIP比が高い場合には，DIP制限による植物プランクトン種の遷移が起こるものと想像される．

一般に植物プランクトンの増殖速度を決めるのは植物プランクトン細胞の要求量を満たしていない栄養塩である（Liebig，1840[24]）．従って，DIN：DIP比が水域の植物プランクトン種に与える影響を考える上では，植物プランクトンが増殖する過程で，少なくとも多量栄養素としてのDINやDIPが他の微量栄養素よりも先に制限因子となるような環境を想定して論議されるべきである．山田・徳崎（1993）[25]は過栄養化した洞海湾での観測結果から，同湾では窒素やリンが必ずしも増殖の制限因子とはなっておらず，それらの比と植物プランクトンとの関係は明瞭ではないと指摘している．また，矢持（1984）[26]が現場海水を用いたAGP試験で明らかにしたように，大阪湾では窒素やリンよりも鉄やキレート化合物が植物プランクトンの増殖制限因子となることもある．このような海域では，単純にDIN：DIP比と出現植物プランクトン種との関連を直接結びつけて論議しても明瞭な関係を見いだすことは困難であろう．

以上述べたように，過栄養化した海域（東京湾，大阪湾など）では多量栄養素としてのDINおよびDIPが成長を制限している頻度が必ずしも高くはないと考えられる．本稿ではそれらの海域よりも富栄養化の進行度が低く，かつ生物の多様性が高く，水産資源の採捕や養殖業などの水産業が依然活発に行われている海域（瀬戸内海をはじめ大部分の沿岸・内湾域が含まれる）を想定して論議することとする．現在までに得られているデータを見る限り，貧栄養～中栄養の段階にある閉鎖性海域で，DIN：DIP比が高くDIP制限環境が出現しやすい海域では，渦鞭毛藻が相対的に優占しやすい傾向にあると判断される．従って，これらの海域では，多量栄養素としてのDIN：DIP比のバランスが植物プランクトン種の遷移に大きな影響を与えることが考えられる．

海域がDIP制限であるにも拘らず渦鞭毛藻が赤潮を形成できる理由として，渦鞭毛藻は，(1)その遊泳能力により，DIPなど栄養塩濃度が高いところ（例えば底層）への移動が可能であること，(2)獲得したDIPを細胞の中に蓄積するなど細胞内リン含有量が高い，(3)渦鞭毛藻がDOPを利用可能なこと，などが挙げられる．これらのうち，(1)および(2)については優れた知見が紹介されているので（Sommer，1989[27]）本論文では主に新たな知見が蓄積されつつある(3)について注目し，以下に詳述する．

## 5. DIP制限環境下における渦鞭毛藻の優占とDOPの関連性

栄養塩の濃度は植物プランクトンが増殖して赤潮を形成するかどうかを決定する重要な要因の一つである（Redfield *et al*.，1963[28]；Epply *et al*.，1969[29]）．植物プランクトンの栄養塩摂取能力と増殖能力を示す指標の一つとして栄養塩取り込みのカイネティクス（kinetics）実験から得られる半飽和定数（half saturation constant；以下Ksで表記）がある．Ksは最大取り込み速度の半分を与える栄養塩濃度であり，Ksが低い種は環境水中の栄養塩に対する親和性が高く，低濃度の栄養塩環境でも増殖できるので，低濃度の栄養塩環境での取り込みにおいて有利であると考えられてきた（Epply *et al*.，1969[29]）．

瀬戸内海で赤潮を形成する代表的な有害・有毒プランクトンのDIPに対するKsと各プランクトンが発生していた時の海水中のDIP濃度を比べると，現場のDIP濃度は明らかにKsよりも低い．例えば，広島湾において春季および夏季にブルームを引き起こしてきた*A. tamarense*および*H. circularisquama*のKs値は各々2.60 µM（Yamamoto and Tarutani，1999[30]）と1.79 µM（山本民治；未発表）であるのに対し，この時期の広島湾におけるDIPの濃度は平均0.05 µMであり，しばしば検出限界以下（0.01 µM）である．実際に1995年に*H. circularisquama*が広島湾で初めて赤潮を形成した際の赤潮期間中のDIP濃度は0.09～0.14 µMで，DIN：DIP比は68～121であったが，赤潮は30日間継続した（松山，2003[31]）．また，河川の影響が非常に小さい大分県猪串湾は同様にDIP濃度が低く推移する海域であるが，*Gymnodinium catenatum*が季節に関係なく増殖して貝類の毒化を引き起こしている（宮村和良私信）．この種は*A. tamarense*や*H. circularisquama*よりDIPのKsが高い（3.40 µM；Yamamoto *et al*.，2004[32]）．有害・有毒渦鞭毛藻はDIPに対する親和性は珪藻などと比較してほとんど同じかむしろ劣っており，成層してDIPが枯渇する夏季の表層でDIPのみをリン源として増殖しているとは考えられない．

沿岸海水中の溶存態全リン（total dissolved phosphorus；TDP）に占めるDOPの割合は，季節によってはDIPよりも高いことが多い（Orrett and Karl，1987[33]；山本ほか，2002[34]）．広島湾をはじめ瀬戸内海の表層ではDIPが春から夏にかけてほぼ枯渇するほど低濃度になる（山本ほか，2002[34]）．一方，DOPは濃度の季節変動が少なく，DIPが枯渇した時期にはTDP中に占めるDOPの割合は相対的にかなり大きくなる（山本ほか，2002[34]）．渦鞭毛藻による赤潮はDIP濃度が最も低く推移するこのような時期に集中していることから，DIP以外にDOP

を増殖のために利用している可能性が高く，このことは我々がここでDIP制限環境下でのDOPの重要性を唱える根拠の一つである（松山，2003[31]；山本ほか，2002[34]）．

ここでDOPの化学的性状について若干の説明を加える．海水中のDOPの主な成分は低分子量（<10 kDa）で生物反応性が高いものが多いと言われているが，中でも分子量0.5 kDa以下の成分の割合が多い（Matsuda *et al*., 1985[35]）．外洋の低分子量DOPは生物反応性が高いと言われているが，沿岸海域における低分子量DOPの起源は陸源成のものが多く，それらの生物反応性はむしろ低いと考えられている（Suzumura *et al*., 1998[36]）．一方，高分子量DOP（>10 kDa）はエステル結合数によってフォスフォモノエステル(エステル結合が一つ)，フォスフォジエステル（エステル結合が二つ）に分かれる．東京湾の例では，河川ではフォスフォジエステルがフォスフォモノエステルと同じくらいの比率であるが，湾外ではジエステルが高いと報告されている（Suzumura *et al*., 1998[36]）．また，フォスフォモノエステルの一つであるATP（adenosine triphosphate）は通常海水1リットルあたりナノグラム単位で含まれている（Hodson *et al*., 1981[37]）．また，核酸成分についても同様にナノグラム単位で含まれるという（多田ほか，1987[38]）．しかし，天然海水に含まれているDOPの組成や濃度に関する情報は最近までにこの程度なされているだけであり，大部分が化学的に不明な成分で占められている．このことがDOPの生態学的な位置づけを論じる上で大きな障害となっている．近年，発達しつつある新しい分析機器を利用した，さらなる解析が望まれる．

## 6. 渦鞭毛藻のDOP利用特性

Cembella *et al*. (1984)[39]が，DIPであるオルトリン酸塩を含まない条件下で真核微細藻類が利用可能なリン化合物を精査した結果，珪藻より渦鞭毛藻の方が様々なリン化合物を利用する能力が高いことが明らかになった．有害・有毒渦鞭毛藻である *G. mikimotoi*, *H. circularisquama*, *A. tamarense*，*A. catenella*，および *G. catenatum* などは上述のフォスフォモノエステルを増殖のために利用できる（Table 1）．また，有害・有毒種ではないが，日本の沿岸海域で赤潮を頻繁に引き起こす *Prorocentrum triestinum* もDOPを利用して増殖することが報告されている（西島ほか，1989[40]）．また，広島湾から得られた現場海水を用いて *G. mikimotoi* のAGP（Algal growth potential）実験を行った結果では，DOPの平均寄与率は47.9%であった(西島ほか，1998[41])．つまり，全体の約4割の試料において，リン源としてDIPよりDOPの寄与が大きかったという．一方，珪藻 *Chaetoceros didymum*, *Ditylum brightwellii*, *Thalassiosira* sp. もDOPを利用して増殖できるという報告があるが(山口・松山，1994[42])，

Table 1 List of phosphorus compounds reported utilizable by diatoms and dinoflagellates as alternative nutrients in the absence of orthophosphate

| Algal species | | Phosphorus compounds | References |
|---|---|---|---|
| Diatom | *Skeletonema costatum* | ADP, ATP, Meta-P, Pyro-P, Tripoly-P | Yamaguchi and Matsuyama (1994)[42] |
| Dinoflagellate | *Alexandrium tamarense* | ADP, AMP, ATP, GMP, Meta-P, NPP, Pyro-P, Tripoly-P, UMP | Oh *et al.* (2002)[52] |
| | *Alexandrium catenella* | ADP, AMP, ATP, F6P, G1P, G-6-P, Glycero-P, GMP, Meta-P, NPP, Pyro-P, Tripoly-P, UMP | Matsuda *et al.* (1999)[60] |
| | *Gymnodinium catenatum* | ADP, AMP, ATP, CMP, F6P, FDP, G1P, G-6-P, Glycero-P, GMP, Meta-P, NPP, Pyro-P, R5P, Tripoly-P, UMP | Oh *et al.* (2002)[52] |
| | *Heterocapsa circularisquama* | ADP, AMP, ATP, CMP, F6P, FDP, G1P, G-6-P, Glycero-P, GMP, Meta-P, NPP, Pyro-P, R5P, Tripoly-P, UMP | Yamaguchi *et al.* (2001)[61] |
| | *Gymnodinium mikimotoi* | ADP, AMP, ATP, CMP, F6P, FDP, G1P, G-6-P, Glycero-P, GMP, Meta-P, NPP, Pyro-P, R5P, Tripoly-P, UMP | Yamaguchi and Itakura (1999)[62] |

Abbreviations used：Adenosine 5-diphosphate (ADP), Adenosine 5-monophosphate (AMP), Adenosine triphosphate (ATP), Cytidine-5-monophosphate (CMP), Fructose-6-phosphate (F6P), Fructose-1, 6-diphosphate (FDP), Glucose-1-phosphate (G1P), Glucose-6-phosphate (G6P), Glycerophosphate (Glycero-P), Guanosine-5-monophosphate (GMP), Metaphosphate (Meta-P), Nitrophenylphosphate (NPP), Pyrophosphate (Pyro-P), Ribose-5-phosphate (R5P), Tripolyphosphate (Tripoly-P), Uridine-5-monophosphate (UMP)

Table 2　Phosphorus maximum specific uptake rate and affinity in *Alexandrium tamarense* and *Gymnodinium catenatum*

| Phosphorus sources | Algal species | Maximum specific uptake rate ($day^{-1}$) | α* | References |
|---|---|---|---|---|
| DIP | *A. tamarense* | 60.0 | 23.1 | Yamamoto and Tarutani (1999)[30] |
| | *G. catenatum* | 18.6 | 5.47 | Yamamoto *et al.*(2004)[32] |
| DOP (ATP) | *A. tamarense* | 216 | 38.4 | Oh (2002)[55] |
| | *G. catenatum* | 176 | 23.0 | Oh (2002)[55] |

* α (affinity index) is the ratio of maximum specific growth rate ($V_{max}$) to half saturation constant (Ks).

沿岸海域で広く出現する珪藻 *Skeletonema costatum* は DIP とヌクレオチドであるアデノシンリン酸しか利用できないと言われている（山口・松山，1994[42]）．以上，珪藻より渦鞭毛藻の方が統計的にみて DOP 利用能が勝っているということを示している．

Ks だけではなく，これと最大比取り込み速度（maximum specific uptake rate；$V_{max}$）と Ks（$V_{max}$/Ks）の比は栄養塩に対する親和性（affinity index；α）の指標としてしばしば栄養塩摂取をめぐる競合を論じる際に用いられてきた（Button，1986[43]；Aksnes and Egge，1991[44]；神田，1993[45]）．有毒渦鞭毛藻 *A. tamarense* と *G. catenatum* の ATP（DOP の成分中で比較的良く知られた成分）に対する α は，DIP に対する α と比べてそれぞれ約 2 倍と 4 倍と大きい（Table 2）．また，*A. tamarense* と *G. catenatum* による ATP と DIP の $V_{max}$ を見ると，ATP が DIP より早く取り込まれている．このことは，環境水中に DIP が低濃度，もしくはほとんど含まれない状態でも，これらの渦鞭毛藻は DOP を効率的に利用することで種間競合において有利な地位を獲得できることを示唆するものである．

このように，DOP の利用能やそれらに対する親和性を見る限り，DIP 制限環境，すなわち DOP が溶存態リンのほとんどを占めるような環境下では，渦鞭毛藻の方が珪藻よりも生態学的に有利な地位を獲得できるものと考えられる．しかしながら，海産の渦鞭毛藻は全体で 1,800種類も存在し，形態など分類学的な面での多様性は言うまでもなく，生理学的特性から見てもかなりの幅がある．実際に渦鞭毛藻も小型の *Prorocentrum* 属のように珪藻類が常時増殖するような過栄養化した海域で出現するものから，黒潮など極めて貧栄養な環境に適応した種まで様々である．Cembella *et al*. (1984)[39]が整理したものを見る限り渦鞭毛藻は DIP が制限された環境で優占しやすい種であることは間違いないと判断されるが，それでも数種の有害・有毒種の生理学的なデータのみから「すべての渦鞭毛藻は DIP 制限環境下で必ず優占する」と断定するのは早計であろう．今後は有害・有毒種のみならず，当該海域の水質環境を代表するような渦鞭毛藻種の生理学的なデータがさらに蓄積され，比較検討の対象に組み入れられることが望まれる．

## 7. DOP 利用におけるアルカリフォスファターゼの重要性

DOP の加水分解には酵素が作用し，オルトリン酸塩を遊離させる（RO − $PO_3H_2$ + $H_2O$ → ROH + $H_3PO_4$；Kuenzler and Perras，1965[46]）．植物プランクトン中には，こうした加水分解酵素を有するものがあり，DOP の加水分解過程で生じるオルトリン酸塩をリン源として成長のために利用している．これらの加水分解酵素には，分解の対象となる物質中のリン酸の化学形態に応じてさまざまな種類が存在するが，エステル結合したリン酸を加水分解する酵素群は総称してフォスファターゼと呼ばれている．フォスファターゼにはアルカリ性側で活性が高いアルカリフォスファターゼ（alkaline phosphatase，以後 APase）と酸性側で活性が高い酸性フォスファターゼが知られている（Cembella *et al*.，1984[39]）．APase は微細藻類や大型海藻類では細胞表面に極在し，主に環境水中の DOP の分解に作用しているものと考えられている（Cembella *et al*.，1984[39]；Herndez *et al*.，1994[47]）．海水の pH は弱アルカリ性なので，本酵素を細胞表面に持つことは生態学的にみて有利である．一方，酸性フォスファターゼは通常，細胞内に存在し，細胞内の有機リンの代謝に関与しているものと考えられている（山口・松山，1994[42]）．

植物プランクトンの APase 活性は環境水中の DIP 濃度に応じて誘導されることが，これまでの研究から明らかになっている（Rivkin and Swift，1980[48]；Boni *et al*.，1989[49]；Uchida，1992[50]；Dyhrman and Palenik，1997[51]）．例えば，渦鞭毛藻類 *Pyrocystis noctiluca*，*A. tamarense*，*A. fundyense*，*Prorocentrum micans*，*P. minimum*，*G. catenatum* などは，細胞外の DIP が枯渇すると，APase 活性が顕著に誘導されることが報告されている（Rivkin and Swift，1980[48]；Boni *et al*.，1989[49]；Uchida，1992[50]；Dyhrman and Palenik，1997[51]；Oh *et al*.，2002[52]）．また，現場では海水中の DIP 濃度が低いと，植物プランクトンやバクテリアの細胞表層に局在している APase 活性が高くなる傾向がみられる（Nausch，1998[53]）．この関係から，Li *et al*. (1998)[54]は環境水中に遊離している APase（溶存態 APase）と細胞表層に局在している APase（粒子態 APase）を分けて測定することによって

現場海水中のDIPレベルの時間的変動の履歴を間接的に推測することが可能であると報告している．すなわち，環境水中のDIP濃度が高い場合には，植物プランクトンはDIP制限に陥っていないため，粒子態APaseが低く，環境水中に溶存するAPaseの活性も低い．粒子態APaseが高いにも拘らず環境水中の溶存態APaseの活性が低い場合はごく最近になってDIP制限に陥ったことを示している．さらに，粒子態APaseおよび環境水中の溶存態APaseのいずれも高い場合は，かなり以前からDIP制限に陥っていたことを示している．この仮説に従えば，広島湾の環境水中では，春季から夏季にかけて環境水中の溶存態APaseおよび粒子態APaseのいずれの活性も高いことから（Oh，2002[55]），この時期の海水のDIP濃度は低く，しかも植物プランクトンがDIP制限状態に陥っていたと判断される．ただし，ここで注意しなければならない点として，藻類のAPaseは細胞表層にゆるやかに結合しているため（Cembella *et al*.，1984[39]），通常のろ過では細胞表層から剥離してフィルターを通過する溶存態画分に移行し（Uchida，1992[50]），溶存態APaseの過大評価と粒子態APaseの過小評価を引き起こす危険性が挙げられる．こうした技術的な問題点はさらに十分に検討されるべきであるが，溶存態APaseと粒子態APaseの活性の比較は，現場海域で生息する植物プランクトンがどの程度長い時間，DIP制限に陥っていたのかを推測できる点で興味ある手法である．つまり，DIPやDOPの絶対濃度のみから現場海域に存在する植物プランクトンがDIP制限に陥っているのか否かを推測するだけでなく，APase活性という間接的な測定項目を考慮することで，水質の時間的変動の履歴を推し量ることが可能となる．

一方，APaseを持っていない植物プランクトンはDIPが枯渇してしまうとDOPをリン源として利用することができないため増殖できない．松山（2004）[56]は7つの植物プランクトンのAPase活性を報告したが（Fig. 8），

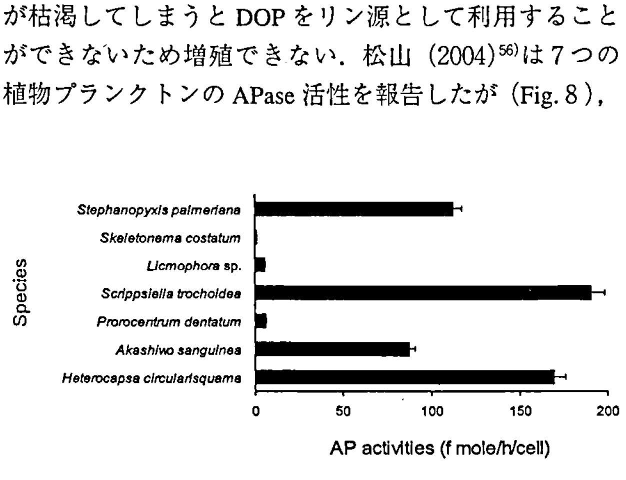


Fig. 8 Alkaline phosphatase activities of seven microalgal species cultured under DIP-limited conditions. Figure is cited from Matsuyama (2004)[56].

これらの植物プランクトンの中，珪藻 *S. costatum* はAPase活性がほとんど認められなかった．一方，最近，西日本で急速に出現して夏季に赤潮を形成し，アコヤガイやマガキなど二枚貝養殖業に甚大な漁業被害を与えている渦鞭毛藻 *H. circularisquama* の細胞あたりのAPase活性は非常に高い．このことから，DIPの濃度が低い夏季の内湾でも，*H. circularisquama* はAPase活性を用いてDOPを分解して増殖することで赤潮に至るほど細胞密度を増加させることが可能である．

## 8. DIP制限環境と有害・有毒プランクトンの毒性との関係

これまで高いDIN：DIP比がもたらす沿岸域のDIP制限環境が，有害・有毒渦鞭毛藻の出現の原因となっている可能性について述べてきたが，漁業被害という観点から見ると，同じ細胞密度であっても，これら渦鞭毛藻の1細胞あたりの有害・有毒作用が環境要因によって高まることも当然問題視されるべきである．これら有害・有毒渦鞭毛藻は魚介類に有害な作用を示したり，ほ乳類に対して有毒な毒素を産生することで様々な問題を引き起こしている（Jackson and Williams，1985[3]）．有毒渦鞭毛藻の一種である *Alexandrium* 属では，細胞あたりの麻痺性貝毒量がDIP制限によって数倍以上に増加することが既に知られている（Boyer *et al*.，1987[57]；Lippemeier *et al*.，2003[58]）．また，*H. circularisquama* でも，DIP制限によって二枚貝に対する毒性が増大することが知られている（松山，2003[56]）．逆に両者とも，窒素制限によって毒性は劇的に減少する（松山，2003[56]；Boyer *et al*.，1987[57]）．DIP制限による渦鞭毛藻の毒性の上昇は漁業被害を増大させる危険性が高まるという点で，魚介類養殖業の盛んな瀬戸内海では特に注意が必要であるとともに，取り組むべき重要な研究課題である．

## 9. おわりに

以上述べてきたように，近年の日本沿岸，特に陸域の影響を受けやすい内湾奥部の表層水はDIP流入負荷量の減少に伴い高いDIN：DIP比を持つ．低DIP濃度環境下では，DIPを効率的に取り込むか，またはDOPを生長のために有効に利用できる植物プランクトン種が生態学的に優位となる．また，湾奥の底層は有機汚泥からの栄養塩の溶出によって著しく高い無機栄養塩濃度層が出現する場合がしばしば見られる．植物プランクトンが活発に増殖する春季から夏季にかけては，水温・塩分成層の発達によって底層の栄養塩が表層に供給されにくくなり，湾奥といえども表層のDIPは枯渇しやすい環境となる．この状況下では，潜在的に大きいはずの珪藻類の

生長が抑えられ，代わって残存するDOPを利用できる渦鞭毛藻が増殖速度が遅いにもかかわらず徐々に卓越する．渦鞭毛藻は表層においてDOPをリン源として利用できるだけでなく，鉛直移動によって底層に高濃度で存在する無機栄養塩を利用できる能力を有している．表層においてDIPが枯渇しやすく，その一方で底層に豊富な無機態の栄養塩を含む海水が併存する海域は，生態学的にみて渦鞭毛藻の増殖に極めて有利である．現在のようにDIPの一方的な負荷削減に起因する低DIP濃度環境の形成，他方で浄化が進まない底泥からの無機態の窒素やリンの放出が今後とも持続すれば，有害・有毒渦鞭毛藻ブルームの発生がさらに継続・拡大し，漁業被害が多発することが懸念される．健全な沿岸海域生態系を保全し，水産業を持続的に行うためには，どのような種の植物プランクトンを増加させるのが得策であり，またそれを増殖させるには海水をどのような窒素：リン比にコントロールしたら良いか，科学的根拠に基づいた具体的水質改善対策を立てる必要がある．

## 10．謝　　辞

栄養塩等のデータの解析には，水産庁と各自治体が長年実施してきた浅海定線調査事業の一部を利用させて戴いた．ここに記して関係者へ御礼を申し上げる．

## 参　考　文　献

1) Karl, D. M. (2000) : Phosphorus, the staff of life. Nature, **406**, 31-33.

2) Cotner, J. B. and R. J. Wetzel (1992) : Uptake of dissolved inorganic and organic phosphorus compounds by phytoplankton and bacterioplankton. Limnol. Oceanogr., **37**, 232-243.

3) Jackson, G. A. and P. M. Williams (1985) : Important of dissolved organic nitrogen and phosphorus to biological nutrient cycling. Deep-Sea Research, **32**, 223-235.

4) 岡市友利（1997）：赤潮の科学．第2版，337 pp.

5) 上田拓史（1999）：赤潮生物の変化．特集瀬戸内海研究フォーラム in えひめ，瀬戸内海，**19**, 13-17.

6) 瀬戸内海漁業調整事務所（2000）：瀬戸内海の赤潮；一漁業被害編一（昭和45年～平成10年）．112 pp.

7) 本城凡夫・松山幸彦（2000）：赤潮植物プランクトン．月刊海洋，**21**, 76-84.

8) Fukuyo, Y., I. Imai, M. Kodama and K. Tamai (2002) : Red tides and other harmful algal blooms in Japan. 7-20, In, Harmful Algal Blooms in the PICES region of the North Pacific, PICES Scientific report No. 23, ed. Taylor, F. J. R and V. L. Trainer, North Pacific Marine Science Organization (PICES), Sidney.

9) 平田　靖・赤繁　悟（2001）：かき生産量の減少要因に関する考察1．水試だより，**202**, 2.

10) 松山幸彦・永井清仁・水口忠久・藤原正嗣・石村美佐・山口峰生・内田卓志・本城凡夫（1995）：1992年に英虞湾において発生した *Heterocapsa* sp. 赤潮発生期の環境特性とアコヤガイ斃死の特徴について．日水誌，**61**, 35-41.

11) 馬場俊典・吉岡貞範・矢尾宏志・白木信彦（1997）：1995年初夏下関漁港内に発生した有害渦鞭毛藻 *Gymnodinium* sp. の赤潮と漁業被害．山口県内海水産試験場研究報告，**26**, 25-30.

12) Hashimoto, T., S. Matsuoka, Yoshimatsu SA, K. Miki, N. Nishibori, S. Nishio and T. Noguchi (2002) : First paralytic shellfish poison (PSP) infestation of bivalves due to toxic dinoflagellate *Alexandrium tamiyavanichii*, in the southeast coasts of the Seto Inland Sea, Japan. J. Food Hyg. Soc. Japan, **43**, 1-5.

13) 環境庁水質保全局（1999）：平成11年度瀬戸内海の環境保全（資料編）．52-56.

14) 山本民次・石田愛美・清木　徹（2002）：太田川河川水中のリンおよび窒素濃度の長期変動一植物プランクトン種の変化を引き起こす主要因として．水産海洋研究，**66**, 102-109.

15) 青山英一郎（1988）：大阪の栄養塩等の変動．南西海区ブロック海洋研究会報，**5**, 1-11.

16) 城　久（1991）：大阪湾の開発と海域環境の変遷．沿岸海洋研究ノート，**29**, 3-12.

17) 矢持　進（1993）：水域別の水産生物に及ぼすN：P比の影響一大阪湾．84-95，吉田陽一（編），水域の窒素：リン比と水産生物．恒星社厚生閣，東京．

18) Rhee, G. Y. (1978) : Effects of N : P atomic ratios and nitrate limitation on algal growth, cell composition, and nitrate uptake. Limnol. Oceanogr., **23**, 10-25.

19) Paerl, H. W. (1988) : Nuisance phytoplankton blooms in coastal, estuarine and inland waters. Limnol. Oceanogr., **33**, 823-847.

20) Smayda, T. J. (1990) : Novel and nuisance phytoplankton blooms in the sea : Evidence for a global epidemic. 29-40, In, Toxic Marine Phytoplankton, eds. Granéli, E., B. Sundström, L. Edler and D. M. Anderson, Elsevier, New York.

21) 吉田陽一（2000）：異常発生植物プランクトンの諸特性とその発生機構（総説）．日水誌，**66**, 395-411.

22) 堀　豊・宮原一隆・長井　敏・辻野耕実・中嶋昌紀・山本圭吾・青田陽一・荒木伸生・酒井康彦（1998）：大阪湾および播磨灘における主要植物プランクトンとDIN：DIP比等との相互関係．日水誌，**64**, 243-248.

23) 吉田陽一・山本圭吾・中嶋昌紀・辻野耕実・小玉一哉・酒井康彦（2000）：大阪湾北東域における *Skeletonema costatum* の高密度発生と水質，気象要因等との関係．日水誌，**66**, 200-206.

24) Liebig J. (1840) : Chemistry in its Application to Agriculture and Physiology. Taylor and Walton, London.

25) 山田真知子・徳崎健史（1993）：水域別の水産生物に及ぼすN：P比の影響一洞海湾・響灘．96-106，吉田陽一（編），水域の窒素：リン比と水産生物．恒星社厚生閣，東京．

26) 矢持　進（1984）：大阪湾に出現する赤潮鞭毛藻 *Prorocentrum micans*, *Eutreptiella* sp. および *Chattonella marina* の増殖制限栄養因子について．日本プランクトン学会報，**31**, 97-106.

27) Sommer, U. (1989) : The role of competition for resources in phytoplankton succession. 57-106, In, Plankton Ecology : Succession in Plankton Communities, ed. Sommer, U., Springer-Verlag, Berlin.

28) Redfield, A. C., B. H. Ketchum and F. A. Richards (1963) : The influence of organisms on the composition of sea water. 26-77, In The Sea, vol. 2, ed. Hill M. N., InterScience, New York.

29) Epply, R. W., J. N. Rogers and J. J. McCarthy (1969) : Half-

saturation constants for uptake of nitrate and ammonium by marine phytoplankton. Limnol. Oceanogr., **14**, 912-920.

30) Yamamoto, T. and K. Tarutani (1999) : Growth and phosphate uptake kinetics of the toxic dinoflagellate *Alexandrium tamarense* from Hiroshima Bay in the Seto Inland Sea, Japan. Phycological Research, **47**, 27-32.

31) 松山幸彦 (2003) : 有害渦鞭毛藻 *Heterocapsa circularisquama* に関する生理生態学的研究ーⅠ *H. circularisquama* 赤潮の発生および分布拡大機構に影響する環境要因等の解明. 水産総合研究センター研究報告, **7**, 24-105.

32) Yamamoto, T., S. J. Oh and Y. Kataoka (2004) : Growth and uptake kinetics for nitrate, ammonium and phosphate by the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* isolated from Hiroshima Bay. Fisheries Sci., **70**, 108-115.

33) Orrett, K. and D. M. Karl (1987) : Dissolved organic phosphorus production in surface seawater. Limnol. Oceanogr., **32**, 383-395.

34) 山本民次・橋本俊也・辻 けい子・松田 治・樽谷賢治 (2002) : 1991－2000年の広島湾海水中における親生物元素の時空間的変動, 特に植物プランクトン態C：N：P比のレッドフィールド比からの乖離. 沿岸海洋研究, **39**, 163-169.

35) Matsuda, O., K. Ohmi and K. Sasada (1985) : Dissolved organic phosphorus in sea water, its molecular weight fractionation and availability to phytoplankton. *J. Fac. Appl. Biol. Sci., Hiroshima Univ.*, **24**, 33-42.

36) Suzumura, M., K. Ishikawa and H. Ogawa (1998) : Characterization of dissolved organic phosphorus in coastal seawater using ultrafiltration and phosphohydrolytic enzymes. Limnol. Oceanogr., **43**, 1553-1564.

37) Hodson R. E., Maccubbin A. E. and Pomeroy L. R. (1981) : Dissolved adenosine triphosphate utilization by free-living and attached bacterioplankton. Mar. Biol., **64**, 43-51.

38) 多田邦尚・門谷 茂・岡市友利 : 沿岸海水および間隙水中の溶存態核酸塩基. 地球化学, **21**, 1-6.

39) Cembella, A. D., N. J. Antia and P. J. Harrison (1984) : The utilization of inorganic and organic phosphorus compounds as nutrients by eukaryotic microalgae : A multidisciplinary perspective : Part 1. CRC Critic. Rev. Microbiol., **10**, 317-391.

40) 西島敏隆・畑 幸彦・山内章三 (1989) : 赤潮渦鞭毛藻 *Prorocentrum triestinum* の増殖生理. 日水誌, **55**, 2009-2014.

41) 西島敏隆・小嶋竜也・深見公雄・足立真佐雄・高山晴義 (1998) : 広島湾現場海水に含まれる *Gymnodinium mikimotoi* の利用可能有機態窒素・リンについて. 平成10年度日本水産学会秋季大会講演要旨集, 日本水産学会, 函館市, 124.

42) 山口峰生・松山幸彦 (1994) : 有害赤潮の生態学的制御による被害防除技術の開発に関する研究３. 珪藻類における栄養塩の利用特性及び *Chattonella* との栄養塩競合. 南西海区水産研究所５ヶ年の研究報告書, 77-91.

43) Button, D. K. (1986) : Affinity of organisms for substrate. Limnol. Oceanogr. **31**, 453-456.

44) Aksnes, D. L. and J. K. Egge. (1991) : A theoretical model for nutrient uptake in phytoplankton. Mar. Ecol. Prog. Ser., **70**, 65-72.

45) 神田穣太 (1993) : 微細藻類の栄養塩取り込みと増殖の栄養塩律速モデルー半飽和濃度の可塑性ー. 日本微生物生態学会誌, **8**, 109-123.

46) Kuenzler, E. J. and Perras, J. P. (1965) : Phosphatases of marine algae. Bull. Mar. Biol. Lab., Woods Hole, **128**, 271-284.

47) Hernndez, I., F. X. Niell and Fernndez J. A. (1994) : Alkaline phosphatase activity in marine macrophytes : histochemical localization in some widespread species in south Spain. Mar. Biol., **120**, 501-509.

48) Rivkin, R. B. and E. Swift (1980) : Characterization of Alkaline phosphatase and organic phosphorus utilization in the oceanic dinoflagellate *Pyrocystis noctiluca*. Mar. Biol., **61**, 1-8.

49) Boni, L., E. Carpen, D. Wynne and M. Reti (1989) : Alkaline phosphatase activity in *Protogonyaulax tamarensis*. J. Plankton Res., **11**, 879-885.

50) Uchida, T. (1992) : Alkaline phosphatase and nitrate reductase activity in *Prorocentrum micans* Ehrenberg. Bull. Plankton Soc. Jpn., **38**, 85-92.

51) Dyhrman, S. T. and B. P. Palenik (1997) : The identification and purification of a cell-surface alkaline phosphatase from the dinoflagellate *Prorocentrum minimum* (Dinophyceae). J. Phycol., **33**, 602-612.

52) Oh S. J., T. Yamamoto, Y. Kataoka, O. Matsuda, Y. Matsuyama and Y. Kotani (2002) : Utilization of dissolved organic phosphorus by the two toxic dinoflagellates, *Alexandrium tamarense* and *Gymnodinium catenatum* (Dinophyceae). Fisheries Sci., **68**, 416-424.

53) Nausch, M. (1998) : Alkaline phosphatase activities and the relationship to inorganic phosphate in the Pomeranian Bight (southern Baltic Sea). Aquat. Microb. Ecol., **16**, 87-94.

54) Li, H., M. J. W. Veldhuis and A. F. Post (1998) : Alkaline phosphatase activities among planktonic communities in the northern Red Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser., **173**, 107-115.

55) Oh S. J. (2002) : DOP utilization by the two dinoflagellates, *Alexandrium tamarense* and *Gymnodinium catenatum*, and its advantage in species competition. PhD Thesis, Hiroshima University, Hiroshima, 115.

56) 松山幸彦 (2004) : 有害渦鞭毛藻 *Heterocapsa circularisquama* に関する生理生態学的研究ーⅡ *H. circularisquama* の毒性および貝類斃死機構の解明. 水産総合研究センター研究報告, **9**, 13-117.

57) Boyer, G. L., J. J. Sullivan, R. J. Andersen, P. J. Harrison and F. J. R. Taylor (1987) : Effects of nutrient limitation on toxin production and composition in the marine dinoflagellate *Protogonyaulax tamarensis*. Mar. Biol., **96**, 123-128.

58) Lippemeier, S., D. M. F. Frampton, S. I. Blackburn, S. C. Geier and A. P. Negri (2003) : Influence of phosphorus limitation on toxicity and photosynthesis of *Alexandrium minutum* (Dinophyceae) monitored by in-line detection of variable chlorophyll fluorescence. J. Phycol., **38**, 320-331.

59) 広島県農林水産部水産魚港課 (1989－1997) : 広島県の赤潮.

60) 松田篤志・西島敏隆・深見公雄 (1999) : 有毒渦鞭毛類 *Alexandrium catenella* の増殖に及ぼす窒素・リン栄養塩の影響. 日水誌, **65**, 847-855.

61) Yamaguchi, M., S. Itakura and T. Uchida (2001) : Nutrition and growth kinetics in nitrogen- or phosphorus-limited cultures of the 'novel red tide' dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama* (Dionophyceae). Phycologia, **40**, 313-318.

62) Yamaguchi, M. and S. Itakura (1999) : Nutrition and growth kinetics in nitrogen- or phosphorus-limited cultures of the noxious red tide dinoflagellate *Gymnodinium mikimotoi*. Fisheries Sci., **65**, 367-373.